Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystemes der vegetativen Organe von Viola tricolor var. arvensis.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät d. Universität Marburg

vorgelegt von

Friedrich Jürgen Meyer
aus Braunschweig.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

MARBURG
Buchdruckerei von Joh. Hamel
1915.

Angenommen von der philosophischen Fakultät Marburg
den 30. Oktober 1915.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

Referent: Herr Professor Arthur Meyer.

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556035_0133

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung (Aufgabe, Nomenklatur, Art der Beschreibung) 7
Die Achse und die Wurzel der Keimpflanze 9
Die Leitbündel der Keimblätter 11
Sekundäres Dickenwachstum in der Wurzel und dem hypokotylen Gliede 11
a) Pflanze mit 2 Laubblättern 12
b) Pflanze mit 5 Laubblättern 13
Der Ansatz der Wurzelzweige 14
Der definitive Bau der Wurzel und des hypokotylen Gliedes 16
Der Uebergang vom hypokotylen Gliede zur epikotylen Achse . . . 16
Physiologische Versuche mit der Hauptwurzel, den Wurzelzweigen und dem hypokotylen Gliede 17
Das Leitbündelsystem der Achse in den untersten Internodien mit $^1/_3$-Divergenz 19
Physiologische Versuche mit der Achse 20
Das Leitbündelsystem der Achse in den Internodien mit $^2/_5$-Divergenz 22
Der innere Bau der Achsenleitbündel 22
Physiologische Versuche mit den Achsenleitbündeln 25
Das sekundäre Dickenwachstum der Achsenleitbündel 25
Der Ansatz der Zweige 26
Aeußere Morphologie des Blattes 27
Der Eintritt der Blattspurbündel in den Blattgrund und die Bündelverbindungen im Blattgrund 27
Physiologische Versuche mit den Leitbündeln im Blattgrund 29
Die Leitbündel des Blattstiels 30
Der Leitbündelverlauf in der Blattspreite 31
Der Bau des Mittelnervs 33
Physiologische Versuche mit den Blättern 33
Frühere Untersuchungen über Strangverbindungen im Holz und Uebersicht über die Verteilung der Bündel- und Strangverbindungen in den vegetativen Organen von Viola tricolor 34
Literaturverzeichnis 38

Einleitung.

Die Arbeiten über den Leitbündelverlauf bei den Dikotyledonen haben sich im allgemeinen auf die Beschreibung des Verlaufs der Leitbündel im endgültigen Zustande der Pflanzen beschränkt. Es war dagegen nie die Ontogenie des Leitbündelsystems einer Pflanzenspezies im Zusammenhange verfolgt; ferner waren in den Leitbündeln der Wurzeln und Achsen die Verbindungen zwischen den einzelnen Tracheensträngen noch in keinem Fall untersucht. Herr Prof. Meyer wünschte daher, daß ich unter seiner Leitung für eine Spezies die ontogenetische Entwicklung des Leitbündelsystems der vegetativen Teile des Sproßsystems darstellte und dabei vor allem auch den Verlauf der Tracheenstränge des Tracheenteils der einzelnen Leitbündel und die Verbindungen zwischen den Tracheensträngen innerhalb der einzelnen Leitbündel verfolgte, um so wenigstens für einen Spezialfall ein vollständiges Verständnis der Morphologie der Wasserleitungsbahnen und deren physiologischen Leistung zu erhalten.

Das zur Untersuchung gewählte Objekt war die einjährige Viola tricolor var. arvensis. In den Grundzügen war der endgültige Zustand des Leitbündelsystems dieser Pflanze schon von Kraemer (1897) beschrieben.

Die Untersuchungsmethoden waren dieselben, wie sie von Gerresheim (1912) und Rippel (1913) angewandt worden sind. Die Untersuchungen wurden zum Teil an mit Chloralhydrat aufgehellten Objekten, zum größten Teil mit Hilfe von Mikrotomschnittserien angestellt; die Ergebnisse wurden dann nachträglich durch physiologische Versuche bestätigt und, soweit es nötig war, ergänzt. Ich werde in den Fällen, in denen eine Ergänzung der Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen durch physiologische Versuche erforderlich war, besonders

darauf hinweisen. Vor allem gaben die physiologischen Versuche auch Aufschluß über die Größe der Leistung der Bündel- und Strangverbindungen.

Bei der Beschreibung werde ich mich der Nomenklatur bedienen, die im Anschluß an die de Bary'schen Bezeichnungen nach den Ideen des Herrn Prof. Meyer bei Gerresheim (1912, pg. 2—8) und Rippel (1913, pg. 1—2) entwickelt und in meiner Arbeit „Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen" erweitert wurde.

Die Beschreibung werde ich in der Weise durchführen, daß ich zuerst die Keimpflanzen ohne hypokotyles Glied bespreche, dann die jungen Pflanzen mit den ersten Laubblättern und schließlich die vollkommen ausgewachsene Pflanze. Bei jedem einzelnen Stadium werde ich die Leitungsbahnen von unten nach oben, also in der Richtung des Wasserstromes, verfolgen. [1])

Die Achse und die Wurzel der Keimpflanze.

Die zur Untersuchung gelangten Keimpflanzen besaßen teils nur die beiden Keimblätter, teils auch schon die ersten Laubblätter. Ich beginne mit der Beschreibung des ersten Stadiums. Aeußerlich war an der mit dem Mikrotom geschnittenen Pflanze zwischen den beiden Keimblättern noch keine Anlage zu dem ersten Laubblatt zu erkennen, bei der Untersuchung der Schnittserie zeigte sich jedoch, daß schon eine Anlage dieses Blattes vorhanden war und zu dieser auch schon eine junge, kaum verholzte Trachee führte. Das hypokotyle Glied der Keimpflanze in diesem Stadium war etwa 7 mm lang, die Wurzel etwa 10 mm.

[1]) Eine Abweichung von diesem Prinzip schien nur bei der Besprechung des Beginns des sekundären Dickenwachstums in der Wurzel und dem hypokotylen Gliede vorteilhaft, da das sekundäre Dickenwachstum im hypokotylen Gliede eher beginnt als in der Wurzel und daher sich dort immer in einem schon etwas fortgeschrittenerem Stadium befindet als in der Wurzel.

Die Wasserleitungsbahnen sind in der Keimpflanze in der denkbar einfachsten Weise gebaut. Die Wurzel enthält ein diarches radiales Leitbündel mit nur 4 Tracheen, von denen je 2 einen Tracheenteil des Leitbündels bilden. Die beiden Tracheenteile sind durch eine einzige Reihe von Parenchymzellen von einander getrennt. Wurzelzweige besitzt die Keimwurzel noch nicht.

Beim Uebergang zum hypokotylen Gliede wächst die Zahl der Tracheen. Es lagern sich die neuen Tracheen zum Teil seitlich an die Platten des ursprünglichen radialen Leitbündels an, eine oder zwei von ihnen legen sich aber auch zwischen die beiden ursprünglichen Platten, derart, daß sie mit diesen annähernd in einer Ebene liegen. Es entsteht somit ein einheitlicher Tracheenstrang von elliptischem Querschnitt; in seinem größten Durchmesser liegen 5—6 Tracheen, in dem kleinsten meist 3. Die Siebteile des Leitbündels, die in der Wurzel auf je einem zu den Tracheenteilradien senkrechten Radius liegen, sind im hypokotylen Gliede gleichfalls größer, sind aber noch nicht zu einem Rohre verschmolzen, wie sie es später bei der Anlage der ersten Laubblätter tun. Das Leitbündel des hypokotylen Gliedes ist demnach ein Uebergang zwischen einem radialen und einem konzentrischen Leitbündel.

Diesen Bau behält das Leitbündel im ganzen hypokotylen Gliede bei bis etwa 1200 μ unterhalb der Austrittstelle der Kotyledonenleitbündel. Die Zahl der Tracheen im hypokotylen Gliede schwankt zwischen 7 und 12. Ungefähr 1200 μ unter den Keimblättern beginnt die Aufteilung des Leitbündels in die Keimblattleitbündel. Bis 1000 μ wächst die Zahl der Tracheen ungefähr auf 13, bis 700 μ auf 15. Gleichzeitig nimmt der Querschnitt des Tracheenstranges die Gestalt einer länglichen Ellipse an, und, während er weiter unterhalb noch massiv war, löst er sich an dieser Stelle in einen hohlzylindrischen Tracheenteil auf. Zwischen 700 μ und 500 μ (unterhalb des Kotyledonenansatzes) spaltet sich in seinem Verlauf dieser Hohlzylinder in der Richtung der kleinen Achse der Querschnittsellipse und zerfällt somit in zwei rinnenförmige Tracheenstränge, von denen jeder den Tracheenteil eines Keimblattspurbündels darstellt. Der weitere Verlauf der Tracheen der beiden Blatt-

spuren sei durch folgende Tabelle veranschaulicht, in der die Zahl der Tracheen eines jeden Tracheenstranges angegeben ist:

	Tracheen des Leitbündels des einen Keimblattes.	Zum ersten Laubblatt führende Trachee.	Tracheen des Leitbündels des anderen Keimblattes.
bei 700 µ		15	
600 µ	9	1 1	5
550 µ	2 7	1 1	7
500 µ	2 7	1 1	8
470 µ	2 7	1 1	6 2
420 µ	1 6	1 1	6 2
370 µ	1 5	1 1	4 2 2
340 µ	1 6	2 1	4 4 2
300 µ	1 7	2 1	2 4 2
250 µ	2 6	2 1	2 6
220 µ	2 4 2	2 1	2 5
200 µ	2 4 2	2 1	2 4
100 µ	6 3	1 1 1	1 1 3 1

Die Zahl der Tracheen schwankt also zwischen 15 und 20. Die Tracheenstränge sind, soweit sie überhaupt mehrere Tracheen enthalten, Tracheenplatten. Zwischen ihnen bestehen, wie auch aus der Tabelle zu ersehen ist, nur Strangverbindungen, und zwar kommen diese diffus und in relativ geringer Anzahl vor. (Auf einer Strecke von 600 µ liegen in dem einen Leitbündel mit 6 Platten zwei Verbindungen, in dem anderen mit 2 Tracheensträngen eine Verbindung.) Einerseits ist die Zahl dieser Verbindungen im Vergleich zu der Zahl der Verbindungen in den Leitbündeln der Stiele der späteren Laubblätter gering, andererseits zeichnen sich aber diese Verbindungen dadurch aus, daß sie alle von mehreren Tracheen gebildet werden.

Die Keimpflanze von Viola tricolor gehört zu unserm Angiospermentypus I (siehe Fr. J. Meyer, „Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen der Pteridophyten, Gymnospermen

und Angiospermen"). Die primären Tracheenteile laufen ohne Spaltungen und Verbindungen von der Wurzel zur Achse durch, die primären Siebteile gabeln sich, und ihre Hälften legen sich vor die benachbarten Tracheenteile. Etwas kompliziert werden diese Verhältnisse nur dadurch, daß im hypokotylen Gliede schon im Keimpflanzenstadium, d. h. vor der Ausbildung der epikotylen Achse, sekundäre Tracheen angelegt werden, die eine Vereinigung der primären Tracheenteile zu einem einzigen Tracheenstrange herbeiführen.

Die Leitbündel der Keimblätter.

Das Leitbündelsystem der Keimblätter gleicht mit wenigen Abweichungen dem der Laubblätter, das weiter unten beschrieben werden wird. Im Gegensatz zu den Laubblättern werden die Keimblätter nur von je einem Leitbündel versorgt, das überdies, entsprechend der geringeren Größe der Keimblattspreite, auch noch wesentlich kleiner und entsprechend weniger typisch entwickelt ist als die Leitbündel der Laubblätter. Die Zahl der in dem Leitbündel enthaltenen Tracheen beträgt im Durchschnitt etwa 12. Die in den Laubblattstielen neben dem großen medianen Leitbündel verlaufenden kleinen lateralen Leitbündel fehlen den Keimblättern.

Sekundäres Dickenwachstum in der Wurzel und dem hypokotylen Gliede.

Nachdem ich diese einleitende Beschreibung von dem Wasserleitungssystem der Keimpflanze gegeben habe, ist eine Darstellung des Tracheensystems in älteren Pflanzen möglich geworden. Das richtige Verständnis der Leitbündel in Wurzel und hypokotylem Gliede nach Beginn des sekundären Dickenwachstums ist nämlich zuerst nicht möglich, weil man ohne vorhergehende Untersuchung der jüngsten Stadien die primären Elemente nicht von den übrigen unterscheiden kann. Es soll nun zunächst die Anlagerung der sekundären Tracheen in der

Wurzel und dem hypokotylen Gliede beschrieben und ferner die Anlage von Wurzelzweigen von Beginn bis zur endgültigen Ausbildung verfolgt werden.

Die Tracheen der sekundär verdickten Wurzel und des sekundär verdickten hypokotylen Gliedes sind, mit Ausnahme der 4 primären Spiralgefäße, Gefäße mit netzartigen Verdickungen. Der Raum zwischen den Gefäßen wird durch Ersatzfasern ausgefüllt. Die Ersatzfasern sind im Querschnitt von den Tracheen leicht zu unterscheiden, da sie ein kleineres Lumen als diese besitzen. In den jüngeren Teilen des Leitbündels sind sie stärker verholzt als in den ältesten, in denen sie mit Phlorogluzin-Salzsäure und mit Chlorzinkjod nur sehr schwach gefärbt werden. Andere Elemente kommen in dem Leitbündel nicht vor.

Die Anlage der sekundären Tracheen geschieht in der Wurzel und im hypokotylen Gliede in der gleichen Weise; sie beginnt aber im hypokotylen Gliede etwas eher als in der Wurzel. Keimpflanzen, welche außer den Kotyledonen schon die beiden ersten (gegenständigen und daher fast vollkommen gleichzeitig entstehenden) Laubblätter besitzen, enthalten im hypokotylen Gliede außer den zu den Kotyledonen gehörigen Tracheen noch 4–6 neue Tracheen. Diese lagern sich auf beiden Seiten des schon schwach sekundär verdickten Tracheenstranges zu je 2—3 derart an, daß der zuvor im Querschnitt elliptische Tracheenstrang jetzt annähernd kreisförmig wird. Sie unterscheiden sich von den primären Tracheen durch netzförmige Verdickungen, wie schon oben angegeben worden ist, und durch ihr größeres Lumen. Sie liegen auf der ganzen Länge des hypokotylen Gliedes den primären Tracheen seitlich an, so daß sie mit diesen einen einzigen einheitlichen Tracheenstrang bilden. Im obersten Teile des hypokotylen Gliedes, an der Austrittsstelle der Kotyledonenleitbündel, rücken die sekundären Tracheen in die Lücken, welche zwischen den Flanken der Kotyledonenleitbündel bei deren Auseinanderrücken entstehen, so daß sie mit diesen zusammen ein vollständiges Rohr bilden. Bis hierher ist die Zahl der zu den Laubblättern gehörigen Tracheen noch nicht größer geworden; erst wenn die Kotyledonenleitbündel aus dem Rohrbündel herausgetreten sind und

die jungen Tracheen nicht mehr in seitlicher Berührung stehen, lagern sich noch einige Tracheen an die aus dem hypokotylen Gliede heraufgekommenen an, und somit nimmt die Zahl der zu einem Blattspurstrang gehörigen Tracheen ungefähr auf 8 zu. Diese 8 Tracheen bilden wieder den Tracheenteil eines kleinen Rinnenbündels mit kleinen Tracheenplatten.

In der Wurzel der eben beschriebenen Pflanze beginnt auch schon das sekundäre Dickenwachstum. Von der Wurzelspitze an sind etwa 6—10 mm noch in primärem Zustande; weiter oberhalb sind die ersten sekundären Tracheen angelagert. Sie legen sich so an die primären an, daß ein im Querschnitt dem Tracheenstrang des hypokotylen Gliedes ähnelnder Tracheenstrang entsteht. Nur zuweilen wird der zwischen den Tracheenteilen des primären radialen Leitbündels liegende Zwischenraum noch nicht von ihnen überbrückt. Es werden dann aber später zwischen den beiden primären Tracheensträngen etwas exzentrisch Verbindungen in verschiedenen Höhen gebildet, so daß also beide Tracheenteile des primären Leitbündels zu einem einzigen zusammenhängenden Tracheenteil werden.

In etwas älteren Pflanzen, die schon fünf Laubblätter besitzen und an denen außerdem die Anlagen zu den nächsten drei Laubblättern im Vegetationspunkt zu erkennen sind, ist die Zahl der Tracheen im hypokotylen Gliede auf ungefähr 150 erhöht. In manchen Querschnitten erscheinen die neu hinzugekommenen Tracheen in radialen Reihen angeordnet; in anderen dagegen liegen sie scheinbar unregelmäßig zerstreut. Es erweckt daher oft den Anschein, daß es sich hier um ein Leitbündel mit radialen Tracheenplatten handelt. In der Tat ist aber eine solche radiale Anordnung in einzelnen Querschnitten nur eine zufällige; die Tracheen bilden vielmehr in dem ganzen Leitbündel des hypokotylen Gliedes ein räumliches Netz, dessen Stränge den ganzen Tracheenteil nicht nur in tangentialer oder nur in radialer Richtung, sondern in allen Richtungen durchziehen. Es kann in diesem Netz nicht unterschieden werden zwischen verbundenen Tracheensträngen und Strangverbindungen; denn eine solche Unterscheidung ist im allgemeinen nur dann möglich, wenn die Hauptstränge sich von den Verbindungssträngen durch

ihre Größe oder Länge oder Richtung unterscheiden. In dem sekundär verdickten Leitbündel des hypokotylen Gliedes sind aber erstens die meisten Tracheenstränge etwa gleich stark; sie enthalten meist etwa 4—5 Tracheen, nur in wenigen Fällen ist die Zahl geringer; demgemäß kommen die Verbindungen zwischen den Tracheensträngen dadurch zustande, daß sich die Tracheenstränge in zwei meist einander ziemlich gleiche Teile teilen; diese legen sich dann nach einer kurzen Strecke beide wieder an je einen anderen Strang an, indem sie zu diesem in tangentialer, radialer oder schiefer Richtung verlaufen. Da die Strecke von der Gabelung eines Tracheenstranges bis zur Anlegung der Teilstränge an Nachbarstränge im allgemeinen für beide Teilstränge annähernd gleich ist, läßt sich zweitens auch nicht — wie wir es bei den Leitbündeln und Bündelverbindungen in der Achse sehen werden — durch die Länge der Tracheenstränge eine Unterscheidung zwischen Tracheenstrang und Strangverbindung ermöglichen. Drittens behalten Tracheenstränge, die durch Strangverbindungen miteinander zusammenhängen, im allgemeinen ihre Richtung in der Verbindungszone bei, während die Verbindungen sich unter spitzem Winkel ansetzen; auch dieser Unterschied findet sich in dem vorliegenden Falle nicht. Die Maschen des Tracheennetzes werden im allgemeinen von mehr als 4 Tracheensträngen gebildet, sie sind also Vielecke mit mehr als 4 Seiten; überdies sind sie sehr lang gestreckt; der seitliche Abstand zweier Tracheenstränge beträgt meist etwa 10—20 μ, der Längsdurchmesser einer Masche ist dagegen mindestens etwa 150 μ, kann aber auch noch weit größere Werte erreichen.

Der Ansatz der Wurzelzweige.

Die Anlage der ersten Wurzelzweige findet etwa gleichzeitig mit der Entwicklung der ersten Laubblätter oder etwas früher statt. Der Ansatz der primären Tracheen eines

Zweiges geschieht in der Weise, daß sich diese genau senkrecht an die primären Tracheen der Hauptwurzel ansetzen und dabei sich in der durch Fig. 1 dargestellten Weise etwas verbreitern, so daß sie mit breiter Fläche den Tracheen der Hauptwurzel anliegen. Der Hauptwurzel und dem Wurzelzweige gemeinsame Tracheen werden noch nicht angelegt; der Zusammenhang zwischen Wurzelzweig und Hauptwurzel ist also einstweilen ein sehr lockerer, ebenso wie zwischen zwei durch einen Strangsteg verbundenen Tracheensträngen. Zu bemerken ist noch, daß sich die primären Wurzelzweigtracheen stets in der durch die primären Hauptwurzeltracheen definierten Ebene, aber niemals schief an die Hauptwurzeltracheen ansetzen.

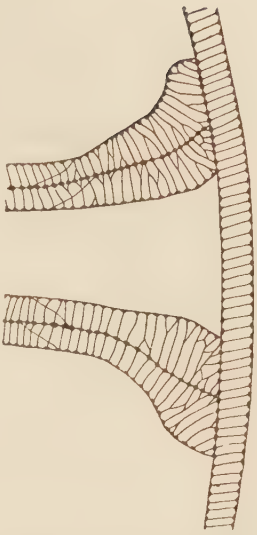

Fig. 1. Ansatz der primären Tracheen eines Wurzelzweiges an die primären Tracheen der Hauptwurzel.

Beim gemeinsamen sekundären Dickenwachstum der Hauptwurzel und der Wurzelzweige werden dann auch gemeinsame Tracheen gebildet. Der Verlauf dieser Tracheen ist durch die schematische Figur 2 dargestellt. In dem Wurzelzweige verhalten sich die Tracheen natürlich genau so wie die sekundären Tracheen in der Hauptwurzel. Kurz vor der Ansatzstelle der primären Tracheen biegen sie unter einem spitzen Winkel von diesen nach oben hin ab und treten in den Tracheenteil der Hauptwurzel ein. Dieser Tracheenteil der Hauptwurzel hatte sich unterhalb der Ansatzstelle in einer Radialebene gespalten, der Spalt hatte sich zu einem von Ersatzfasern erfüllten Sektor erweitert, und in diesen Sektor lagern sich die sekundären Tracheen des Wurzelzweiges ein, so

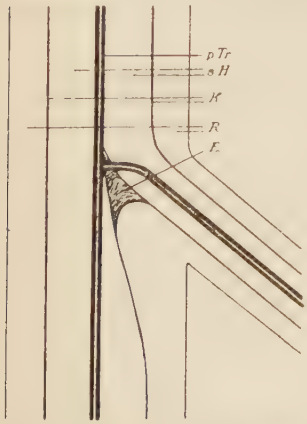

Fig. 2. Wurzelzweigansatz nach Beginn des sekundären Dickenwachstums. p. Tr. primäre Tracheen, s. H. sekundäres Holz, K. Kambium, R. Rinde, E. Ersatzfasern.

daß der Tracheenteil des Hauptwurzelleitbündels wieder einen geschlossenen Zylinder bildet. Der untere spitze Winkel zwischen Hauptwurzeltracheenteil und Wurzelzweigtracheenteil wird von Ersatzfasern ausgefüllt.

Der definitive Bau der Wurzel und des hypokotylen Gliedes.

Je mehr Wurzel und hypokotyles Glied ihren definitiven Bau erreichen, umso mehr verschwinden die Verschiedenheiten zwischen beiden. Aus dem radialen Leitbündel ist ein konzentrisches Zylinderbündel durch das sekundäre Dickenwachstum hervorgegangen, dessen Tracheenteil aus einer sehr großen Zahl von kleinen Tracheensträngen besteht, die mit einander das auf Seite 13 beschriebene einheitliche räumliche Netz bilden. Der Raum zwischen den Tracheensträngen wird durch Ersatzfaserstränge ausgefüllt, die in ähnlicher Weise wie die Tracheen zu einem räumlichen, gerade den von den Tracheen frei gelassenen Raum ausfüllenden Netz angeordnet sind. Unterschieden sind Wurzel und hypokotyles Glied nur dadurch, daß im hypokotylen Gliede das Tracheennetz engmaschiger ist als in der Wurzel und die Tracheenstränge stärker sind. Die unmittelbare Folge davon ist, daß — wie auch die weiter unten beschriebenen physiologischen Versuche zeigen — die Vermischung eine innigere ist und leichter ein Wasseraustausch stattfinden kann.

Der Uebergang vom hypokotylen Gliede zur epikotylen Achse.

Bei der Beschreibung der jungen Pflanzen mit erst zwei Laubblättern habe ich schon den Verlauf der ersten Leitbündel in die epikotyle Achse verfolgt. Es treten da zwei kleine Leitbündel in die epikotyle Achse ein. Später, wenn mehr Blätter angelegt sind und das Leitbündel des hypokotylen Gliedes in der oben beschriebenen Weise durch sekundäres Dickenwachstum zu einem konzentrischen Zylinderbündel geworden ist, treten in die epikotyle Achse 6 Leitbündel ein, deren Zahl in den ersten Internodien durch Gabelung einzelner Leitbündel auf 9 wächst. Die Auflösung des konzentrischen Zylinderbündels des hypokotylen Gliedes in das Bündelrohr der Achse geschieht in folgender Weise: Zunächst treten unmittelbar unter-

halb der Insertionsstelle der Keimblätter in zwei einander gegenüber liegenden Radialebenen niedrige schmale Parenchymplatten auf, durch die der Tracheenteil in zwei Hälften geteilt wird. Nur durch die Keimblattspurtracheen bleiben die beiden Hälften in der Mitte des Tracheenteils noch in Verbindung. Durch die beiden Parenchymplatten treten die Keimblattspuren aus dem Leitbündel aus. An der Austrittsstelle der Keimblattleitbündel erweitert sich das Zylinderbündel zu einem Rohrbündel, indem sich in seiner Mitte ein Mark aus Parenchymzellen bildet. Gleichzeitig ordnen sich die Tracheen in radialen Platten an. Weiter oberhalb erscheint das Rohrbündel durch Reihen von Parenchymzellen, die größer sind als die des Tracheenteilparenchyms, in Sektoren zerspalten, und im weiteren Verlauf sind diese Sektoren die kollateralen Leitbündel des Bündelrohrs der Achse.

Physiologische Versuche mit der Hauptwurzel, den Wurzelzweigen und dem hypokotylen Gliede.

Teils zur Prüfung der anatomischen Untersuchungen, teils zu deren Ergänzung wurden mit Wurzelsystemen großer Exemplare von Viola tricolor 4 physiologische Versuche angestellt.

Die Versuche wurden in folgender Weise angesetzt: Ein Wurzelzweig oder die Hauptwurzel wurde angeschnitten und in das kürzere Ende einer ungleichschenkligen U-Röhre gesteckt. Dann wurde die Oeffnung der U-Röhre, in der die Wurzel steckte, mit Watte fest verstopft, die U-Röhre mit 0,05%iger wässeriger Eosinlösung gefüllt und die ganze Vorrichtung in ein Glas mit reinem Wasser gestellt. Der längere Arm der U-Röhre war so lang, daß er aus dem Wasser herausragte; er konnte vorteilhaft als Stütze für die Versuchspflanze benutzt werden. Um einen Austritt von Eosin aus der U-Röhre durch die Oeffnung des kurzen Endes in das Wasser zu verhindern, war die Stopfwatte mit Wollfett verschmiert. Bei dieser Versuchsanordnung wurde ein Teil des Wurzelsystemes mit Eosinlösung, der Rest mit reinem Wasser versorgt. Hatte die Pflanze einige Zeit transpiriert, so konnte man in den untersten Blättern, manchmal auch in der Achse, bei durchscheinendem Licht Eosin feststellen. Dann wurde die Pflanze sofort aus dem Apparat herausgenommen und an der zu untersuchenden Stelle

die Verteilung des Eosins mit Hilfe von Rasiermesserquerschnittserien unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrößerung festgestellt.

Versuch I. Ein starker Wurzelzweig 2,5 cm unterhalb des hypokotylen Gliedes wurde angeschnitten.

Ergebnis: Es war gefärbt

a) unmittelbar unter der Ansatzstelle des Zweiges einige Tracheen und zwar die, an welche sich die primären Tracheen des Zweiges ansetzen;
b) unmittelbar über der Ansatzstelle ein Sektor des Tracheenteiles mit dem Sektorenwinkel ca. 135°;
c) 0,5 cm oberhalb der Ansatzstelle eine Hälfte des Tracheenteils;
d) 1 cm oberhalb etwa drei Viertel;
e) 1½ cm oberhalb mehr als drei Viertel;
f) 2 cm oberhalb (½ cm unterhalb des hypokotylen Gliedes) der ganze Tracheenteil.

Besonders bemerkenswert war, daß die äußeren Tracheen durchweg wesentlich stärker gefärbt waren als die dem Zentrum näher gelegenen, die letzteren sogar zum Teil fast vollkommen ungefärbt blieben. Es ist demnach anzunehmen, daß schon bei ziemlich jungen Pflanzen die Hauptarbeit von den jüngeren Tracheen allein geleistet wird. Andererseits fiel auf, daß das Fortschreiten der Färbung auf dem Querschnitt hauptsächlich durch die peripheren Teile des Tracheenteils bewerkstelligt wurde, daß also die jüngeren Tracheen in innigerer Verbindung mit einander stehen als mit den älteren.

Versuch II. Es wurde ein Wurzelzweig 1,5 cm unterhalb des hypokotylen Gliedes angeschnitten.

Ergebnis: 0,5 cm oberhalb der Ansatzstelle waren 3 Viertel des Tracheenteils gefärbt, im hypokotylen Gliede der ganze Tracheenteil.

Versuch III. Die Hauptwurzel wurde an der Spitze angeschnitten.

Ergebnis: Oberhalb der Ansatzstelle des nächsten, noch jungen Wurzelzweiges war ein Sektor des Tracheenteils ungefärbt; einige Millimeter höher war der ganze Tracheenteil gefärbt.

Versuch IV. Ein junger Wurzelzweig, der erst sehr schwach sekundär verdickt war, wurde an der Spitze, wo er noch primär gebaut war, angeschnitten.

Ergebnis: Oberhalb der Ansatzstelle waren sieben Tracheen gefärbt; bis zum oberen Teile des hypokotylen Gliedes war ein Viertel des Tracheenteils gefärbt.

Zusammenfassung: Aus diesen Versuchen können wir schließen, daß der innere Zusammenhang des sekundär verdickten Wurzelleitbündels ein so inniger ist, daß von jedem größeren Wurzelzweig das ganze Leitbündel des hypokotylen Gliedes und somit alle Leitbündel der Achse, also das ganze oberirdische Sproßsystem einer Viola versorgt werden kann, wenigstens solange die von den Blättern verbrauchte Wassermenge nicht größer wird als die im Höchstfalle von dem Wurzelzweig aufgenommene.

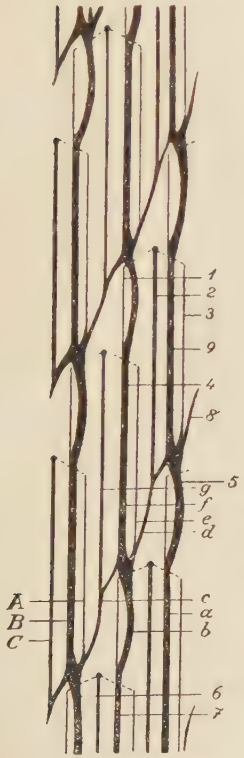

Fig. 3. Leitbündelverlauf in der Achse (Zone der 1/3-Divergenz). Nach Kraemer.

Das Leitbündelsystem der Achse in den unteren Internodien mit 1/3-Divergenz.

Das Leitbündelsystem in der Achse von Viola tricolor ist schon von Kraemer (1897) wenigstens für die Internodien mit 1/3-Divergenz beschrieben worden. Die Leitbündel der Achse sind kollaterale Rinnenbündel; ihr Tracheenteil besteht aus Tracheenplatten, zwischen denen Parenchymplatten liegen. (Näheres hierüber siehe Seite 22). Der Verlauf der Leitbündel in der Region mit 1/3-Divergenz wird durch nebenstehende schematische Figur 3 demonstriert. Die in der Zeichnung in jedem Knoten frei endigenden drei Leitbündel, die durch punktierte Linien mit einander verbunden sind, sind die in dem betreffenden Knoten in ein Laubblatt austretenden Leitbündel; die zwischen diesen Leitbündeln im Knoten bestehenden Bündelverbindungen werden später besprochen werden, wenn ich zu dem Leitbündelsystem in den Blättern komme.

Physiologische Versuche mit der Achse.

Zur Untersuchung der Wirkungsweise des Leitbündelsystems in diesem Abschnitt wurden einige Versuche mit Eosinlösung angestellt. Es empfahl sich, auch hier wieder 0,05%ige wässerige Eosinlösung zu nehmen, da diese Konzentration auf die Blätter erst nach sehr langer Zeit abtötend wirkte. Andererseits reichte diese Eosinlösung doch schon vollkommen aus, die Tracheen stark zu färben.

Die Anordnung der Versuche I—IV geschah in der bei Gerresheim (1912, pg. 10—11) und Rippel (1913, pg. 2) angegebenen Weise.

Versuch I. Unterhalb eines Knoten wurde das Leitbündel a rechts von dem in dem Knoten austretenden mittleren Blattspurbündel angeschnitten.

Ergebnis: Die beiden aus dem angeschnittenen Leitbündel hervorgehenden Leitbündel waren gleichmäßig gefärbt, die übrigen Leitbündel nicht.

Versuch II. Es wurde das Leitbündel b angeschnitten.

Ergebnis: Oberhalb des Knotens waren die Leitbündel d, e, f gefärbt.

Versuch III. Es wurde das Leitbündel c angeschnitten.

Ergebnis: Die Leitbündel f und g wurden gefärbt.

Versuch IV. Es wurde 1. das Leitbündel A, 2. das Leitbündel B und 3. das Leitbündel C angeschnitten.

Ergebnisse: In allen drei Fällen war im nächsten Internodium nur das angeschnittene Leitbündel gefärbt.

Versuch V. Um zu untersuchen, welche Leitbündel in der Achse von einem Laubblatt in Anspruch genommen werden, wurde folgender Versuch angesetzt:

Von einem kräftigen Sprosse wurden alle Blätter bis auf das jüngste vollkommen ausgebildete Blatt entfernt; der Sproß wurde in eine enge Glasröhre gesteckt, die gerade so lang war, daß das einzige erhaltene Laubblatt oben und das untere Ende des Sprosses unten aus der Röhre herausragte; dann wurde die Röhre unten mit etwas Watte verstopft und mit einem bis zum Schmelzen (bei ca. 35° Cels.) erwärmten Gemisch von 3 Teilen Kolophonium, 1 Teile Bienenwachs und 16 Teilen Lanolin ge-

füllt. Das Gemisch erstarrte sehr schnell und verhinderte den Austritt von Wasser aus den Leitbündeln, die zu den abgeschnittenen Blättern führten. Eine schädigende Wirkung der Temperatur des Gemisches beim Eingießen fand nicht statt. Um die Transpiration der noch nicht vollkommen entwickelten Blätter dicht unter dem Vegetationspunkt auszuscheiden, wurde die Achse oberhalb des Versuchsblattes abgeschnitten und die Wunde mit dem Kolophonium-Wachs-Lanolin-Gemisch verklebt.

Ergebnis: Das einzige transpirierende Blatt benutzte im ersten Internodium unterhalb seiner Insertionsstelle die Leitbündel 1, 2, 3; im zweiten Internodium die Leitbündel 4, 2, 3; im dritten Internodium die Leitbündel f, d, 5; im vierten Internodium die Leitbündel c, b, a; im fünften Internodium die Leitbündel 6, 7, a.

Zusammenfassung: Diese Versuche geben uns vollkommenen Aufschluß über den physiologischen Zusammenhang der Leitbündel in den Achsenknoten.

1. Das Leitbündel 5 gabelt sich in die Leitbündel 9, 3, 8; das Leitbündel d setzt sich in 2 fort und ist mit dem Leitbündel 5 durch eine Bündelverbindung verbunden, die sich an d gerade an der Verzweigungsstelle ansetzt. Die Wirkungsweise dieser Verbindung ist nach den Versuchen II und III die folgende: Ist nur das Leitbündel 5 offen und die Wasserleitung in d unterbrochen, so kann das Wasser aus 5 nur in 9, 3, 8 eintreten, die Verbindung zwischen d und 5 ist also (unter normalen Verhältnissen) in der Richtung von 5 nach d nicht wirksam. Ist umgekehrt d offen und 5 unterbrochen, so tritt Wasser nur in 2, 9, 3 ein; es ist die Verbindung von d nach 5 wirksam, aber es stehen mit der Verbindung nur die Leitbündel 9, 3 in Zusammenhang. Dasselbe zeigt auch der Versuch V, da nach seinen Ergebnissen 2 nur aus d, 9 nur aus d und 5, 3 aus d und 5, 8 nur aus 5 Wasser erhält. (Ebenso liegen die Verhältnisse in den anderen Knoten, z. B. bei den Leitbündeln b und c).

2. Das Leitbündel a und die entsprechenden in den anderen Internodien und ebenso die Leitbündel A, B, C und die entsprechenden sind in den Knoten isoliert.

Das Leitbündelsystem der Achse in den Internodien mit 2/5-Divergenz.

In der Region mit 2/5-Divergenz verlaufen die Leitbündel ähnlich wie in der oben beschriebenen Region der 1/3-Divergenz. Nur in drei Punkten unterscheidet sich der Verlauf.

1. Es fehlt die Verbindung von c nach b (und die entsprechenden);

2. b gabelt sich nicht in drei, sondern in vier Leitbündel; das äußerste auf den linken Seite durchläuft zwei Internodien und gabelt sich dann im darauf folgenden Knoten in der unter 3 angegebenen Weise, das zweite wird zum rechten Blattspurbündel des zweitnächsten Blattes, entspricht also dem e in Fig. 3 bei 1/3-Divergenz, das dritte wird zum linken Blattspurbündel des drittnächsten Blattes, entspricht also einem Teile von f, das vierte verläuft zwischen dem linken und mittleren Blattspurbündel des Blattes des drittnächsten Knotens durch drei Internodien und gabelt sich dann wieder in der hier für b angegebenen Weise;

3. a gabelt sich im Knoten in zwei Leitbündel; das linke läuft schräg an das linke Nachbarleitbündel heran (das unter 2 als das vierte bezeichnet ist), und vereinigt sich mit diesem, bildet also eine Bündelverbindung; das rechte läuft, ohne mit anderen in Verbindung zu treten, durch drei Internodien hindurch und tritt dann als mittleres Blattspurbündel aus.

Dadurch, daß dieses zuletzt genannte Leitbündel nicht wie bei 1/3-Divergenz durch ein, sondern durch drei Internodien läuft und daß sich b in vier statt in drei Leitbündel gabelt, wird die Zahl der Leitbündel im Internodium auf 12 erhöht.

Der innere Bau der Achsenleitbündel.

Die Leitbündel der Achse verhalten sich in den Verbindungszonen anders als in den verbindungsfreien Internodien; ich habe daher bei der Beschreibung zu unterscheiden zwischen dem Verhalten der Leitbündel im Internodium und dem Verhalten dicht unter und dicht über dem Ansatz der Bündelver-

bindungen. Diejenigen Leitbündel, welche durch einen Achsenknoten hindurchlaufen, ohne mit den benachbarten in Verbindung zu treten, verhalten sich dort ebenso wie im Internodium. Im Internodium bestehen die Tracheenteile der Leitbündel aus 4—11 ein- bis zweischichtigen Tracheenplatten, die durch meist einschichtige, zuweilen aber auch zweischichtige Parenchymplatten von einander getrennt sind. Die Tracheenplatten sind im fertigen primären Zustande in der Mitte der Leitbündel meist 4—5 Tracheen tief, an den Flanken des Leitbündels meist nur 2 Tracheen tief. Bei Beginn des sekundären Leitbündel-Dickenwachstums werden die Tracheenplatten zunächst noch etwas tiefer; dann aber wird von den darauf angelegten Elementen die Plattenstruktur ganz aufgegeben, wie ich unten näher beschreiben werde.

In den jüngsten Internodien ist die Tiefe der Tracheenplatten zunächst noch geringer; es werden also von dem Leitbündelmeristem so lange neue Tracheen angelegt, bis die Laubblätter über dem betreffenden Internodium fertig ausgebildet sind und das Längenwachstum des Internodiums beendet ist. Zwischen den Tracheenplatten eines Tracheenteils bestehen in den Internodien, wie sich aus langen Mikrotomschnittserien ergab, keine Verbindungen im engeren Sinne und keine Strangstege. Bei der Anlage der letzten im fertigen Zustande vorhandenen Tracheen werden aber zuweilen vereinzelte Strangbrücken gebildet.

In den Knoten verhalten sich die Leitbündel anders. An einer Stelle wenigstens muß doch, damit ein Leitbündel gut wirken kann, ein Zusammenhang zwischen den einzelnen Tracheensträngen hergestellt werden, so daß nötigenfalls ein Wasseraustausch zwischen den einzelnen Tracheensträngen stattfinden kann. Dies wird in den Knoten, kurz bevor die Leitbündel unter sich Verbindungen bilden, durchgeführt. Es ist dies wohl auch die günstigste Stelle für eine derartige Verbindungszone, da nunmehr die Leitbündel, die sich in dem Knoten spalten oder miteinander verbinden, auf ihrem ganzen Querschnitt gleichmäßig mit Wasser versorgt sind, so daß oberhalb der Bündelverbindungen die einzelnen Leitbündel gleichfalls annähernd gleiche Wassermengen zu leiten haben. Wäre

dagegen die gleiche Anzahl von Strangverbindungen auf das ganze Internodium verteilt, so würde, falls dicht unterhalb eines Knotens eine Störung in der Wasserleitung einträte, durch die wenigen dicht unterhalb des Knotens liegenden Strangverbindungen oft ein ausreichender Ausgleich nicht durchgeführt werden können.

Wir wollen nun die Tracheenplatten eines Tracheenteils durch den Knoten hindurch verfolgen. Das Leitbündel, das ich zu dieser Beschreibung wählte, besaß 11 Tracheenplatten mit durchschnittlich 5 Tracheen; es enthielt also 10 Parenchymplatten, die durch Strangverbindungen überbrückt werden konnten. Die vorkommenden Strangverbindungen sind zum größten Teil Strangverbindungen (im engeren Sinne) und teils auch Strangstege. Sie sind hauptsächlich erst spät angelegt, befinden sich also besonders auf der dem Meristem zugewandten Seite des Tracheenteils. Die ersten Strangverbindungen treten in einem 6 cm langen Internodium etwa 3000 μ unterhalb der Austrittstelle der Blattspurbündel auf. Von da an nimmt ihre Zahl zu, bis etwa 200 μ unterhalb der Tracheenteil vollkommen in einzelne kleine unregelmäßig zerstreute Stränge von je 1—7 Tracheen aufgelöst ist. In der Mitte des Knotens bleibt eine solche unregelmäßige Verteilung der Tracheen, aber ihr Zusammenhang ändert sich dauernd, indem sie sich nämlich vollkommen durchmischen. Etwa 200 μ oberhalb des Austritts der Blattspurbündel beginnt das Leitbündel allmählich wieder zu einem Leitbündel mit Tracheenplatten zu werden. Es treten dann bis etwa 1000 μ oberhalb noch einige Strangverbindungen zwischen den neu gebildeten Tracheenplatten auf. 2000 μ oberhalb existieren aber schon keine Strangverbindungen mehr; das Leitbündel zeigt dort wieder das für Internodien typische Verhalten.

Ueber die Häufigkeit der Strangverbindungen und Strangstege mag folgende Tabelle Aufschluß geben: In einem Leitbündel mit 11 Tracheenplatten, 10 Parenchymplatten und durchschnittlich je 5 Tracheen in einer Tracheenplatte waren auf einer Strecke von 100 μ durchschnittlich

3000 µ	unterhalb	des Austritts der Blattspurbündel			
		1 Strangverbindungen	und	0 Strangstege	
2000 µ	„	1,3	„	„ 0,6	„
1000 µ	„	2,8	„	„ 0,6	„
200 µ	„	nicht mehr in gleicher Weise zu bestimmen, da die Tracheenplatten aufgelöst waren,			
200 µ	oberhalb	3,5 Strangverbindungen	und	1 Strangsteg	
1000 µ	„	1,2	„	„ 0	„
2000 µ	„	0	„	„ 0	„

Physiologische Versuche mit den Achsenleitbündeln.

Zur Prüfung der Wirkungsweise dieser Verhältnisse diente folgender Versuch:

Es wurde bei einer Anordnung wie zu den vorigen Achsenversuchen mit einem feinen Skalpell (Augenskalpell) im unteren Teil eines Internodiums eine oder wenige Tracheenplatten angestochen, so daß zu ihnen die Eosinlösung gelangen konnte. Dann wurde die Pflanze in den Saugversuchsapparat gesetzt.

Ergebnis: Im Verlauf des Internodiums blieb die Eosinlösung in den angestochenen Tracheenplatten und trat nirgends in die Nachbarplatten über. Im Knoten, dicht unter der Austrittstelle der Blattspuren, fand ein Uebertritt in alle Tracheenplatten des Tracheenteils statt.

Der Versuch wurde mit verschiedenen Leitbündeln wiederholt, und dabei wurden teils die Tracheenplatten an den Flanken, teils die Tracheenplatten in der Mitte des Leitbündels angestochen. Stets war der Erfolg der gleiche. Auch war es ohne Einfluß, wie viel Tracheenplatten angestochen wurden.

Dieser Versuch bestätigt uns also nicht nur die Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen, sondern gibt uns gleichzeitig Aufschluß über die große Leistungsfähigkeit der Strangverbindungen.

Das sekundäre Dickenwachstum der Achsenleitbündel.

In den untersten Internodien des Hauptsprosses von Viola tricolor var. arvensis tritt im Hochsommer noch sekundäres

Dickenwachstum ohne Ausbildung eines interfaszikularen Kambiums ein. Bei dem sekundären Dickenwachstum schiebt sich das Meristem der Leitbündel weit nach außen, bildet in der Mitte mehr Tracheen als an den Flanken des Leitbündels und nimmt infolge davon nach und nach im Querschnitt bogenförmige Gestalt an. Infolge dieser Ausbiegung wird das Meristem auch tangential etwas erweitert. Der Tracheenteil der Leitbündel wächst durch die Tätigkeit des Meristems zunächst in der alten Weise, indem nämlich zuerst noch die Plattenstruktur erhalten bleibt. Die Tracheenplatten wachsen bis zu etwa 7 Tracheen Tiefe. Dabei kommt es zuweilen auch vor, daß zwei Tracheenplatten durch Anlage einer Strangbrücke mit einander verschmelzen. Dann aber wird die Anlage der neuen Tracheen unregelmäßiger; die Plattenstruktur des Tracheenteils geht ziemlich schnell verloren, und die nun noch neu hinzutretenden Tracheen bilden ein räumliches Strangnetz, das dem in der sekundär verdickten Wurzel vollkommen gleicht. Der netzförmige Teil des Tracheenteils kann eine etwa 5 mal so große Querschnittsfläche erhalten wie der Teil mit Plattenanordnung.

Der Ansatz der Zweige.

An alten Exemplaren der Viola tricolor, an denen das sekundäre Dickenwachstum der Achsenleitbündel in den untersten Internodien schon begonnen hat, werden in den Achseln der Blätter der 1/3-Divergenz-Region noch Zweige gebildet. Das Leitbündelsystem dieser Zweige gleicht vollkommen dem der Hauptachse mit 1/3-Divergenz. Der Ansatz der Leitbündel des Zweiges geschieht in folgender Weise:

Die beiden großen Leitbündel a und b der Hauptachse biegen sich, nachdem das zwischen ihnen verlaufende mittlere Blattspurbündel aus der Achse in sein Blatt ausgetreten ist, mit ihren einander zugewandten Flanken etwas nach außen; dann teilen sie sich, indem aus diesen beiden Flanken die sekundären Elemente sich abzweigen. Es erscheinen auf diese Weise im Querschnitt zwei neue kollaterale Rinnenbündel; diese rücken allmählich von den in der Hauptachse weiter verlaufen-

den Leitbündeln ab, verschmelzen dann mit ihren einander zugewandten Flanken zu einem einzigen Rinnenbündel mit hufeisenförmigem Querschnitt, und dieses schließt sich dann zu einem konzentrischen Rohrbündel. Das Rohrbündel läuft — abgesehen von einer kleinen Erweiterung des Rohres — unverändert etwa 2 mm weit durch die Basis des Zweiges, dann löst es sich in die neun Leitbündel des Zweiges auf.

In der Rohrbündelzone besteht das Leitbündel aus etwa 40 ein- bis dreifachen Tracheenplatten, die durchschnittlich 4—5 Tracheen tief sind. Die Tracheenplatten sind durch Strangverbindungen (im engeren Sinne) mit einander verbunden, und zwar besitzt der Tracheenteil auf einer Strecke von 100 μ durchschnittlich etwa 30 Strangverbindungen.

Aeußere Morphologie des Laubblattes.

Ehe ich den Eintritt der Blattspurbündel in den Blattgrund besprechen kann, muß ich eine kurze Beschreibung von der Morphologie des Blattes geben, da sonst der Leitbündelverlauf nicht zu verstehen ist.

Das Blatt ist eiförmig zugespitzt, besitzt an jeder Seite der Spreite 4 kleine Zähne, und die Spreite läuft etwas an dem Blattstiel hinunter. Der Blattstiel ist etwas kürzer als die Blattspreite. Auf jeder Seite des Blattes sitzt ein 6—8-lappiges Nebenblatt. Der Blattgrund umfasst die Hälfte des Achsenumfanges.

Der Eintritt der Blattspurbündel in den Blattgrund und die Bündelverbindungen im Blattgrund.

Die Verhältnisse im Blattgrund waren besonders schwer zu untersuchen, da dort die Bündelverbindungen senkrecht auf den zu verbindenden Leitbündeln stehen. Es war deshalb nicht möglich, in Mikrotomschnittserien die einzelnen Tracheen zu verfolgen, wie ich es in der Achse getan habe. Ich musste mich daher darauf beschränken, den Blattgrund im aufgehellten Zustande unter dem Binokular und bei sehr schwacher Vergrößerung

unter dem Mikroskop zu untersuchen. Durch die Untersuchung sehr vieler Achsenknoten erreichte ich es aber doch, ein im allgemeinen klares Verständnis von dem Verhalten der Leitbündel im Blattgrund zu erhalten. Nur in einem Punkte blieb ein Zweifel; hier konnte erst durch die ergänzenden physiologischen Versuche volle Klarheit geschaffen werden.

Zum Aufhellen legte ich entweder die Achsenknoten zwei Tage in Chloralhydrat (siehe A. Meyer, 1883, pg. 29) oder kochte die Stücke eine halbe Stunde in Chloralhydrat. Das Parenchym war dann so durchsichtig geworden, daß die Leitbündel deutlich zu erkennen waren.

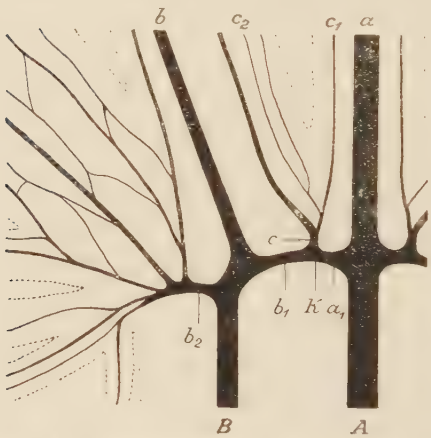

Fig. 4. Leitbündelverlauf im Blattgrund (siehe Seite und Mitte; die rechte Seite ist symmetrisch zu ergänzen).

In den Blattgrund treten drei Leitbündel ein (A, B, B′ in Figur 4). Die Leitbündel spalten sich je in drei Teile. Die von den Leitbündeln B und B′ nach der Außenseite hin abgespaltenen Leitbündel b_2 und b_2' versorgen die äußeren und mittleren Stipularlappen ganz, den inneren zum Teil. Der mittlere Zweig b bezw. b′ bildet den Hauptnerven des innersten Stipularlappens. Der mittlere Zweig a des Leitbündels A, der die beiden anderen Nervenzweige a_1 und a_1' an Stärke sehr übertrifft, tritt als großer Mittelnerv in den Blattstiel ein. Die Zweige a_1 und b_1 treffen sich bei K; dort teilt sich a_1 und der eine Teil läuft an b_1 entlang und setzt sich dann an b an, der andere Teil vereinigt sich mit einem Teile von b_1 zu c. b_1 teilt sich bei K gleichfalls in zwei Teile, von denen der eine — wie gesagt — in das Leitbündel c hineingeht, der andere an a_1 entlang läuft und sich an a angliedert. c spaltet sich sehr bald zweimal hintereinander, so daß das Blattstielseitenleitbündel c_1 und die drei in den innersten Stipularlappen gehenden Leitbündel c_2 resultieren. Die Leitbündel a_1' und b_1' auf der anderen Seite des Blattes verhalten sich ent-

sprechend. Es vermischen sich also die Tracheen der Blattspurbündel im Blattgrund in folgender Weise:

a	enthält	Tracheen	aus	A, B, B′
c_1	„	„	„	A, B
c_1'	„	„	„	A, B′
c_2	„	„	„	A, B
c_2'	„	„	„	A, B′
b	„	„	„	A, B
b′	„	„	„	A, B′
b_2	„	„	„	B
b_2'	„	„	„	B′.

Physiologische Versuche mit den Leitbündeln im Blattgrund.

Die physiologischen Versuche dienten hauptsächlich zur Feststellung der Leistungsfähigkeit der Bündelverbindungen im Blattgrund; außerdem mußten sie aber noch die Entscheidung bringen, ob von A nach b und b′ eine Verbindung führte. Dies war zwar nach den Aufhellungspräparaten wahrscheinlich, aber nicht sicher.

Die Versuche wurden in der gleichen Weise wie die früheren angesetzt.

Versuch I. Es wurde das mittlere Blattspurbündel A angeschnitten.

Ergebnis: Es färbten sich die Spreite und jederseits der innerste Stipularlappen.

Versuch II. Es wurde ein seitliches Blattspurbündel B angeschnitten.

Ergebnis: Es färbte sich das zugehörige Nebenblatt und von der Spreite nur die zugewandte Hälfte.

Versuch III. Es wurde Versuch II mit sehr langer Transpirationsdauer wiederholt.

Ergebnis: Es färbte sich das zugehörige Nebenblatt und die ganze Spreite.

Aus den Versuchen geht hervor, daß das Leitbündel A der Achse mit den Leitbündeln a, c_1, c_1' des Blattstieles, c_2, b, c_2',

b′ des innersten Stipularlappens beiderseits zusammenhängt und daß zweitens B der Achse mit b, b_2, c_2, c_1, a und B′ mit b′, b_2′, c_2′, c_1′, a′ zusammenhängt. Schließlich deutet der Unterschied zwischen den Versuchen II und III darauf hin, daß a_1 nur wenige Tracheen aus b_1 (a_1′ entsprechend aus b_1′) enthält und daß in a nur wenige Strangverbindungen liegen.

Die Leitbündel des Blattstiels.

In den Blattstiel treten — wie oben gesagt — drei Leitbündel ein. Die beiden seitlichen enthalten je 6—14 Tracheen in einem oder zuweilen in zwei Strängen. Ohne mit dem mittleren Leitbündel in Verbindung zu treten, laufen sie geradlinig durch den Blattstiel hindurch und verzweigen sich erst in der Basis der Blattspreite.

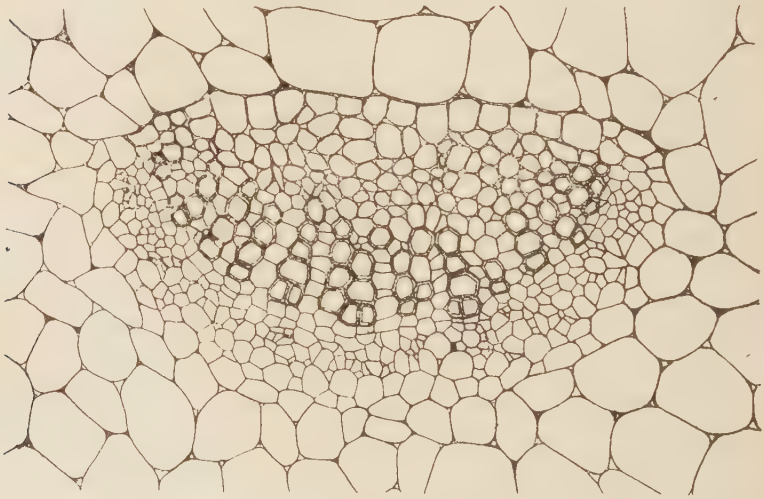

Fig. 5. Querschnitt durch das mittlere Blattstielleitbündel.

Das Blattstielmittelleitbündel (Figur 5) ist ähnlich gebaut wie die Leitbündel der Achse. Es ist ein kollaterales Rinnenbündel, dessen Tracheenteil aus 7—9 ein- bis zweischichtigen Tracheenplatten mit je 4—8 Tracheen besteht. Zwischen den Tracheenplatten liegen (fast durchweg einschichtige) Parenchym-

platten. In seltenen Fällen kommen auch dreischichtige Tracheenplatten und zweischichtige Parenchymplatten vor.

Beim Eintritt des Mittelleitbündels in den Blattstiel sind die Tracheen zunächst unregelmäßig in Strängen von 1—5 Tracheen angeordnet. Im unteren Teile des Blattstiels findet dann die Umgruppierung der Tracheen in Tracheenplatten statt. Dabei kommen zwischen den einzelnen Tracheensträngen Strangverbindungen und vereinzelt auch Strangstege vor und zwar sowohl in den jüngeren, wie auch in den älteren Teilen des Tracheenteils. Weiter oben, wo die Plattenstruktur des Tracheenteils vollkommen hergestellt ist, beschränken sich die Strangverbindungen fast ganz auf die dem Meristem zugewandte Seite des Tracheenteiles ebenso, wie es in den Achsenleitbündeln in der Nähe der Knoten geschieht. In der Mitte und an den Flanken des Leitbündels sind die Verbindungen gleich häufig (auf einer Strecke von 100 μ durchschnittlich eine Strangverbindung im ganzen Tracheenteil).

Der Leitbündelverlauf in der Blattspreite.

Die Untersuchungen wurden an mit Chloralhydrat aufgehellten Blättern angestellt. Nur die Verzweigungen der seitlichen Blattstielleitbündel mußten mit Hilfe von Mikrotomschnittserien festgestellt werden.

In die Blattspreite treten die drei Leitbündel des Blattstieles meist ungeteilt ein; nur zuweilen sind die seitlichen Leitbündel schon im obersten Teil des Blattstiels in zwei kleine Nerven gespalten. Das mittlere Leitbündel, das den Mittelnerven liefert, teilt sich nie vor dem Eintritt in die Blattspreite.

Der Mittelnerv läuft geradlinig vom Blattstiel bis zur Spitze der Spreite durch. Im ersten Drittel dieses Verlaufes gibt er nach beiden Seiten je zwei große Nervenzweige erster Ordnung ab, im zweiten und dritten Drittel nur je einen nach jeder Seite. Das erste Paar von Nervenzweigen erster Ordnung spaltet sich sofort nach dem Eintritt des Mittelnerven in die Blattspreite gleichzeitig ab, die beiden Zweige sitzen also einander genau gegenüber; die zweiten Zweige erster Ordnung entstehen zuweilen schon nicht mehr genau einander gegenüber, die

dritten und vierten nie. Die Nervenzweige erster Ordnung laufen in schwachem nach innen, d. h. nach dem Mittelnerven zu, konkaven Bogen bis dicht an den Rand der Spreite, biegen dort - oft aufgelöst in Nervenzweige zweiter und dritter Ordnung -- nach dem nächsten Zweige erster Ordnung um und kommunizieren dann mit diesem oder den von diesen ausgehenden Zweigen höherer Ordnung.

Von den Nervenzweigen erster Ordnung gehen solche zweiter Ordnung ab und zwar mehr nach dem Spreitenrande zu als nach der Mitte. Die auf diese Weise entstandenen Schlingen, die von Zweigen erster und zweiter Ordnung begrenzt werden, werden von einem feinen Netz von Nervenzweigen dritter, vierter und fünfter Ordnung ausgefüllt. Nervenzweige fünfter Ordnung endigen stets frei, solche vierter Ordnung meistens auch, solche dritter Ordnung selten, solche zweiter Ordnung nur ausnahmsweise.

Am Rande der Spreite setzen sich an die Nervenzweige erster und zweiter Ordnung Schlingen von Zweigen dritter Ordnung an. Zuweilen liegen außerhalb von diesen auch noch Zweige vierter Ordnung, die teils frei endigen, teils kleine Schlingen bilden.

An der Spitze der Spreite legen sich der Mittelnerv und jederseits der oberste Nervenzweig erster Ordnung und dessen oberster Zweig zweiter Ordnung zusammen und lösen sich dann in einem Wasserspaltenapparat in ein lockeres Büschel von Einzeltracheen auf. Ebenso verhalten sich die Nervenzweige an den Zähnen der Blattspreite.

Die seitlichen Leitbündel des Blattstiels geben im obersten Teile des Blattstieles oder spätestens in der Basis der Spreite einen kleinen Zweig erster Ordnung ab, der entweder frei endigt oder sich weiter oben an den nächsten Zweig anlegt und somit den Anfang eines Schlingensystems bildet, das dem Randschlingensystem, das von den Zweigen des Mittelnerven gebildet wird, gleicht. Die späteren Zweige (vom 2. an) bilden stets ein Schlingensystem. Nach innen geben die beiden Seitennerven ebenfalls Zweige ab, die mit dem zum Mittelnerven gehörigen Netz anastomosieren. Die Seitennerven reichen mit ihrem Zweigsystem bis an den zweituntersten Zahn der Spreite.

Der Bau des Mittelnervs.

Im Blattstiel besitzt das Mittelleitbündel nur wenige Strangverbindungen; am Grunde der Spreite, einige Millimeter vor der Abzweigung der Nervenzweige erster Ordnung, treten außerdem noch innere Strangbrücken auf.

Das Mittelnervleitbündel besitzt einen Tracheenteil aus etwa 8—10 Tracheenplatten, zwischen diesen werden bis zu 6 Strangbrücken gebildet; es wird also durch Verschmelzungen die Zahl der Tracheenplatten zuweilen auf weniger als die Hälfte reduziert. Die Zahl der diffusen Strangverbindungen ist in der Blattspreite sehr klein; es kommen auf 150 μ nur je eine Strangverbindung. Die Strangverbindungen sind aber an dieser Stelle nicht mehr nötig, da sie durch Strangbrücken reichlich ersetzt werden. Während in der Achse die Anzahl der Strangverbindungen in einem Leitbündel mit der Annäherung an die Knoten wächst, ist in der Blattspreite keine derartige Verteilung der Verbindungen festzustellen; unterhalb und oberhalb der Ansatzstellen der Nervenzweige ist die Zahl der Strangverbindungen nicht größer als an jeder beliebigen anderen Stelle.

Bei der Abzweigung eines Nervenzweiges erster Ordnung spaltet sich ein Flankenteil des Leitbündels mit meist drei Tracheenplatten von der Hauptmasse des Leitbündels durch eine einfache, dann doppelte (oder höchstens dreifache) Schicht von kleinen Parenchymzellen ab und läuft zunächst eine kurze Strecke parallel neben dem Hauptnerven. Dann biegt er plötzlich unter einem Winkel von 35°—40° ab.

Physiologische Versuche mit den Blättern.

Da die Blätter von Viola nicht in den Saugversuchsapparat gebracht werden konnten, mußte die Versuchsanordnung in anderer Weise getroffen werden. Die abgeschnittenen Blätter wurden nach der bei den einzelnen Versuchen näher beschriebenen Vorbereitung einfach in ein kleines Gläschen mit 0,05%iger Eosinlösung gestellt.

Versuch I. Die Schnittfläche am unteren Ende des Blattstiels wurde mit Wollfett verschmiert; ein seitliches Blattstielleitbündel wurde angeschnitten.

Ergebnis: Die Blattspreite wurde auf der zugewandten Seite bis an den zweiten Zahn gefärbt.

Versuch II. Aus den Flanken des Blattstieles wurden durch zwei schräge Schnitte je ein keilförmiges Stück derart herausgeschnitten, daß die seitlichen Leitbündel unterbrochen wurden; überdies wurden zur Sicherheit noch die in die Blattstielseiten hineingeschnittenen Löcher mit Wollfett ausgefüllt, so daß eine Wasserleitung durch die seitlichen Leitbündelchen vollkommen ausgeschlossen war. Dann wurde das Blatt in Eosinlösung gestellt, und das mittlere Blattstielleitbündel allein nahm Eosin auf.

Ergebnis: Nach kurzer Transpirationsdauer war die Spreite gefärbt mit Ausnahme der Randstreifen zwischen der Blattbasis und dem zweiten Zahn auf jeder Seite. Später färbten sich auch die beiden Randstreifen.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß das Mittelleitbündel und die seitlichen Leitbündel je eine bestimmte Zone in der Blattspreite zu versorgen haben, daß aber durch das zwischen den Zonen liegende Anastomosennetz nötigenfalls ein Ausgleich stattfinden kann.

Frühere Untersuchungen über Strangverbindungen im Holz und Uebersicht über die Verteilung der Bündel- und Strangverbindungen in den vegetativen Organen von Viola tricolor.

Seit dem Altertum ist zu den verschiedensten Zeiten die Frage nach dem Zusammenhang zwischen den Leitungsbahnen des Wurzelsystems und denen im Sproßsystem aufgeworfen, und allgemein herrschte die Ansicht, daß eine bestimmte Zuordnung zwischen den einzelnen Zweigen des oberirdischen Sprosses und den Wurzelzweigen bestehe, derart, daß jeder größere Sproßzweig nur von einem Wurzelzweige ernährt würde. Diese Vorstellung hatten sich die Experimentatoren auf Grund ihrer Versuche gebildet; anatomisch erklärten sie sich die Zuordnung durch die Annahme, daß die aus verschiedenen Wurzelzweigen in die Hauptwurzel eintretenden und die aus dem

Stamme in verschiedene Zweige austretenden Tracheenstränge in der Hauptwurzel und dem Stamm nirgends durch Strangverbindungen in Zusammenhang ständen. Diese Anschauung hatte auch noch Vöchting (1884, pg. 108), und er suchte sie durch Versuche zu beweisen, bei denen er einzelne Wurzelzweige entfernte. Als dann seine Versuche an jungen Bäumen nach mehr als zwei Jahren noch nicht das erwartete Ergebnis zeigten, glaubte er, die Versuchsdauer sei noch zu kurz gewesen. Janse (1887, pg. 28) suchte das Fehlen von Strangverbindungen an Fuchsien zu beweisen, indem er an dem Stumpf abgeschnittener Zweige mit der Luftpumpe saugt und dadurch festzustellen versuchte, ob die Wasserleitungsbahnen des Stammes oberhalb des Zweigansatzes und die der übrigen Zweige mit denen des Zweigstumpfes kommunizieren. Eine solche Kommunikation besteht nach den Ergebnissen seiner Versuche bei Fuchsia nicht, d. h. es existieren keine Strangverbindungen zwischen den Strängen, die im Stamme weiter verlaufen, und denen, die in die Zweige austreten. Bei anatomischen Untersuchungen waren damals — nach Janses Angaben — auch noch keine Verbindungen gefunden. Anatomisch wurden dann aber bald darauf Strangverbindungen im Holz, und zwar zwischen den Tracheen verschiedener Jahresringe, von Gnentsch (1888, pg. 309 ff.) nachgewiesen.

Anatomisch und physiologisch hat dann wieder Strasburger (1891) die Frage nach den Strangverbindungen im Holz verfolgt. Bei Ficus, der im Holz nur Gefäße, aber keine Tracheiden enthält, hat er anatomisch (pg. 204, 567—568) Strangverbindungen gefunden und zwar tangential wie radial verlaufende; und die Wirkungsweise dieser Strangverbindungen prüfte er physiologisch durch Aufsteigenlassen von Eosinlösung in den Stämmen und fand, daß die Verbindungen (unter normalen Verhältnissen) nicht ausreichten, um die durch Einkerbungen hervorgerufenen Störungen aufzuheben; die Einkerbungen wurden nicht umgangen. Ferner untersuchte Strasburger das Holz einiger von Gnentsch anatomisch untersuchten Spezies auch physiologisch und stellte dabei fest, daß bei einigen die Einkerbungen infolge des Vorhandenseins von Strangverbindungen wenigstens in beschränktem Maße umgangen

werden können (Robinia Pseudacacia pg. 598, Wistaria sinensis pg. 599), bei anderen vollkommen und auch bei größerer Anzahl von Einkerbungen (Quercus, pg. 573, 600—602, Akebia quinata, pg. 602).

Meine oben beschriebenen anatomischen Untersuchungen und physiologischen Versuche geben zum ersten Mal für eine krautige Pflanze einerseits die Bestätigung für die Existenz des seitlichen Zusammenhanges durch Verbindungen zwischen den Tracheensträngen, andererseits auch noch Aufschluß über die Verteilung und über die Größe der Wirkung der Verbindungen.

In den Wurzeln kann eine Leitung in schräger und querer Richtung überall stattfinden, im hypokotylen Gliede ebenfalls. Dies wird ermöglicht durch eine sehr große Zahl von Strangverbindungen. Deren Wirkung ist so groß, daß eine Störung der Wasserleitungsbahnen in einem Teile des Wurzelsystems keine schädlichen Wirkungen für irgend einen Teil des oberirdischen Sprosses hat; denn jeder Teil des oberirdischen Sprosses steht in Verbindung mit jedem Teil des Wurzelsystemes.

In den oberirdischen Sprossen ist der Zusammenhang zwischen den Leitbündeln nur ein lockerer. In jedem Knoten tritt nur eine Bündelverbindung auf, und, wie wir auf Seite 21 sahen, ist diese unter normalen Verhältnissen nur in einer Richtung wirksam. Somit kann bei der Unterbrechung eines ganzen Achsenleitbündels in einem Internodium ein Ausgleich in der Wasserversorgung nur in einem Falle (Leitbündel b oder das entsprechende in den übrigen Internodien) im nächst oberen Knoten stattfinden; für alle anderen Leitbündel besteht solche Möglichkeit für einen ausreichenden Ausgleich entweder erst in einem späteren Knoten (für a im zweitnächsten Knoten, für B im drittnächsten Knoten) oder erst im Blattgrund des Blattes, zu dessen Blattspur das Leitbündel gehört.

Ein innerer Zusammenhang in den Tracheenteilen ist in den Internodien nicht vorhanden außer in den untersten Internodien, wo er dem in der Wurzel gleich ist. In den Knoten dagegen ist der Zusammenhang sehr groß; es bestehen in den Knoten so viel Strangverbindungen und Strangstege, daß jede Tracheenplatte eines Tracheenteils mit allen übrigen in Zu-

sammenhang tritt; dabei überwiegen die physiologisch wirksameren Strangverbindungen stark über die weniger wirksamen Strangstege.

Im Blattgrund bestehen dann zwischen den Blattspursträngen Bündelverbindungen, deren physiologische Leistungsfähigkeit äußerst groß ist, wie wir auf Seite 29 gesehen haben.

Im Blattstiel besitzt der Tracheenteil des großen mittleren Leitbündels außer Strangverbindungen noch Strangbrücken, aber beide nur in so geringer Zahl, daß sie nicht dazu ausreichen, einen schnellen Ausgleich in der Wasserleitung zu ermöglichen.

Literaturverzeichnis.

Gerresheim E., Ueber den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in Fiederblättern der Dikotyledonen. Bibliotheca botanica Heft 81, Stuttgart 1912; auch Dissertation Marburg 1912.

Gnentsch, F., Ueber radiale Verbindungen der Gefäße und des Holzparenchyms zwischen aufeinander folgenden Jahresringen dikotyler Laubbäume mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. Flora, Bd. 71, pg. 309—335, Regensburg 1888.

Janse, J. M., Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 18, pg. 1—69, Berlin 1887.

Kraemer, H., Viola tricolor L. in morphologischer, anatomischer und biologischer Beziehung. Dissertation Marburg 1897.

Meyer, A., Das Chlorophyllkorn, 1883.

Meyer, Fr. J., Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt (im Druck).

Meyer, Fr. J., Bau und Ontogenie der Wasserleitungsbahnen der Pteridophyten, Gymnospermen und Angiospermen (erscheint 1916).

Rippel, A., Anatomische und physiologische Untersuchungen über die Wasserbahnen der Dikotylen-Blätter mit besonderer Berücksichtigung der handnervigen Blätter. Bibliotheca botanica Heft 82, Stuttgart 1913; auch Dissertation Marburg 1913.

Strasburger, E., Histologische Beiträge Heft III: Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

Vöchting, H., Ueber Organbildung im Pflanzenreich, Zweiter Teil, Bonn 1884.

Lebenslauf.

Ich, *Friedrich Jürgen Heinrich Meyer*, wurde am 4. August 1891 zu Braunschweig als der Sohn des Musiklehrers *Fr. Meyer* geboren. Ich bin braunschweigischer Staatsangehöriger und lutherisch. Von Ostern 1897 bis zum Oktober 1900 besuchte ich die Herzogliche Waisenhausschule zu Braunschweig, von Oktober 1900 bis September 1909 das Herzogliche Wilhelm-Gymnasium daselbst. Vom Wintersemester 1909/10 bis Wintersemester 1910/11 studierte ich auf der Herzoglichen Technischen Hochschule zu Braunschweig, vom Sommersemester 1911 bis zum Sommersemester 1914 in Marburg Botanik, Zoologie, Mathematik und Physik. Seit dem 1. September 1914 bin ich als Assistent im Botanischen Institut der Universität Marburg tätig. Mein Examen rigorosum bestand ich am 10. November 1915.

Meinen akademischen Lehrern, vorzüglich Herrn Geheimrat Meyer, sei an dieser Stelle mein herzlichster Dank ausgesprochen.